Revue suisse Zool.	Tome 86	Fasc. 3	p. 663-671	Genève, septembre 1979

Das Problem der Kurz- und Langlebigkeit bei der Ein- und Auswinterung im Bienenvolk *(Apis mellifica L.)*: Eine Verhaltensstudie.[1]

von

R. MERZ, L. GERIG, H. WILLE und R. LEUTHOLD

Mit 4 Abbildungen

ABSTRACT

The problem of short- and long-lived bees in the pre- and post-wintering phase of the honeybee colony (Apis mellifica L.): **A study of behaviour.** — In autumn newly emerged worker honeybees were individually marked and added to a colony in an observation hive. They were regulary checked for characteristic elements of behaviour and their lifespan was determined.—In autumn reliable differencies in behaviour were found between short-lived and prospective overwintering individuals. They differed in the weight of the pharyngeal glands but not in corpora allata size and haemocyte composition.—The polyethic sequences as known from summerbees are also valid for overwintered bees in spring.

EINLEITUNG

Bei der Honigbiene beträgt unter mitteleuropäischen Verhältnissen die Lebensdauer einer Arbeiterin in Sommer ca. 1 Monat (Rösch 1925), im Winter dagegen 5 bis 8 Monate (Nickel & Armbruster 1937). Die Entstehung einer genügenden Anzahl langlebiger Winterbienen ist in Mitteleuropa für das Fortkommen des Bienenvolkes im folgenden Frühjahr wesentlich. Es besteht aber Unklarheit darüber, welche Faktoren den Übergang von der einen zur andern „Form" bewirken. So wurde beobachtet, dass im Herbst beide Formen am selben Tag aus derselben Brutwabe schlüpfen können (Nickel & Armbruster 1937). Unterschiede zwischen Sommer- und Winterbienen sind festgestellt

[1] Vortrag gehalten an der Versammlung der SNG in Brig, 7.X.1978.

worden in Bezug auf die Futtersaftdrüsen und den Fettkörper (MAURIZIO 1954), das Blutbild (WILLE & VECCHI 1974), sowie den Vitellogenin- und Juvenilhormon-Titer (RUTZ *et al.* 1976, FLURI *et al.* 1977). Diese physiologischen Untersuchungen bedingten jedoch des Töten der Tiere. Es konnte im Herbst nicht bestimmt werden, welcher Form eine untersuchte Biene angehörte, da ihre Lebensdauer nicht mehr erfasst werden konnte. Aus diesem Grund prüften wir die Möglichkeit einer individuellen Zuordnung zu kurz- bzw. langlebigen Bienen anhand von Verhaltensbeobachtungen. Gefundene Verhaltensunterschiede liessen sodann das Erkennen der beiden Formen und demzufolge die Zuordnung der physiologischen Grössen zur richtigen Form zu.

Da über das Verhalten von Winterbienen sehr wenig bekannt ist, verfolgten wir auch den zeitlichen Ablauf von Verhaltensänderungen bei den Winterbienen bis in den Frühling.

METHODE

Alle Beobachtungen wurden am einem weiselrichtigen ca. 5000 Bienen starken Volk der Rasse *Apis mellifica carnica* L. durchgeführt. Das Volk wurde in einem Beobachtungskasten (70 × 50 cm, zwei übereinanderstehende Waben) in einem heizbaren Raum gehalten. Die Bienen konnten über einen Flugkanal durch ein Loch in der Wand frei ausfliegen. Im Winter betrug die Temperatur im Raum 18,5° C (± 1° C). Im Herbst und im Frühling wurde 50%iges Zuckerwasser gefüttert, im Herbst zusätzlich Pollen.

Markierung: Im Laufe des Herbstes wurden 6 mal je 100 im Wärmeschrank frisch geschlüpfte Bienen aus einem andern Volk individuell mit farbigen Plastiknümmerchen markiert. Ein Farbfleck dorsal auf das Abdomen erleichterte später das Erkennen der in Zellen sich aufhaltenden Bienen. Nach einer kurzen Angewöhnungszeit wurden sie dem Beobachtungsvolk zugesetzt.

Verhaltensbeobachtungen: Diese liegen in der Zeit zwischen dem 1.8.77 und dem 18.5.78. Wir beobachteten bei mässiger Raumbeleuchtung meistens am Morgen, denn zur Zeit der Orientierungsflüge (ca. 12 bis 15 Uhr) werden die Bienen stark durch Licht gestört (VOLLBEHR 1975). Um das Verhalten im Stock zu erfassen, suchten wir alle Wabenseiten nach markierten Bienen ab. Eine einzelne Biene beobachteten wir so lange, bis wir deren augenblickliches Verhalten erfasst hatten; dieses protokollierten wir auf Tonband und gingen zur nächsten Biene über. Waren alle im Moment sichtbaren Arbeiterinnen protokolliert, warteten wir ca. eine halbe Stunde und wiederholten den Vorgang. Einzelne Bienen wurden so zwar mehrmals täglich erfasst, aber nicht alle gleich häufig, da ein Teil verdeckt oder nur mit der Unterseite zur Scheibe sichtbar war oder sich ausserhalb des Stockes befand. — Ausfliegende markierte Bienen erfassten wir durch Beobachten am Flugkanal und Flugbrett. — Zu den Verhaltensprotokollen konnte nachträglich die Lebensdauer ergänzt werden. Diese diente als Kriterium zur Einteilung der Bienen in kurzlebige Herbstbienen und in kürzer- und längerlebige Winterbienen (Abb. 2). Die Klassierung in folgende Verhaltensabläufe erwies sich als brauchbar für die Zuordnung in eine Lebensdauerklasse:

- Stehen: mehr oder weniger bewegungsloses Verharren im Stock; die Flügel sind dabei meist gespreizt.
- Laufen: Umherlaufen auf der Wabe. Entspricht dem „Patrouillieren“ bei LINDAUER (1952).
- Aufenthalt auf der Brut: auf der offenen und gedeckelten.

— Brutpflege: Inspektionen von Larvenzellen und Füttern von Larven: Ammenbienen. Nach LINDAUER (1952).
— Ausfliegen: Verlassen des Stockes.
— Pollen einbringen: Sammelbienen.

Die protokollierten Daten wurden nach den Lebensdauerklassen zusammengefasst und gegeneinander statistisch geprüft: Die Häufigkeiten für „Stehen", „Laufen" und „Aufenthalt auf der Brut" wurden mit dem t-Test, die Häufigkeiten der Ausflüge und die Anteile an Ammen- bzw. Sammelbienen mit dem χ^2-Vierfeldertest geprüft.

Morphologische Untersuchungen: Ausgewählte Stichproben von Tieren, die sich in ihrem Verhalten voneinander unterschieden hatten, wurden sofort nach der Entnahme aus dem Volk seziert.

— Blutbild: Untersuchung der Anteile verschiedener Hämozyten nach Methode von WILLE & VECCHI (1974).
— Corpora allata: Das Volumen der Drüsen wurde mittels der Zählkammermethode (LÜSCHER & WALKER 1963) ermittelt.
— Futtersaftdrüsen: Trocknen bei 90° C über Nacht und Wägen mit Cahn-Waage auf 1 µg genau.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Lebensdauer

Aus Abb. 1*a* ist die Lebensdauer der sechs im Herbst dem Volk zugesetzten Gruppen von frisch geschlüpften Bienen ersichtlich. Diese Ergebnisse stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen von NICKEL & ARMBRUSTER (1937) überein:

— Von den im August geschlüpften Bienen hat eine einzige den Winter überlebt. Von den später geschlüpften Bienen wurde ein immer grösserer Prozentsatz zu Winterbienen.
— Die Sterberate war bei allen Gruppen bis Ende Oktober gross und wurde dann während des Winters minimal: die meisten Bienen, die Mitte November noch am Leben waren, lebten auch bis Ende Februar. Wir bezeichnen sie als Winterbienen. Die Bienen, die bis Mitte November (Stichdatum ist der 14.11.) gestorben waren, hatten eine Lebensdauer von 20 bis 30 Tagen. Wir bezeichnen sie als kurzlebige Herbstbienen. Wegen der fehlenden Tracht und dem Rückgang der Brut verhielten sie sich nicht wie Bienen im Sommer.
— Ab Ende Februar erhöhte sich die Mortalität der Winterbienen. Anfangs April lebten von den Gruppen V und VI verhältnismässig mehr Bienen als von den Gruppen III und IV. Daraus ergibt sich: je später die Bienen im Herbst geschlüpft waren, umso länger lebten sie im Frühling (bei NICKEL & ARMBRUSTER (1937) erhöhte sich die Mortalität erst im März, dafür lebten die Winterbienen z.T. bis in den Juni). Bienen, die anfangs April (Stichdatum ist der 3.4.) noch gelebt haben, bezeichnen wir als längerlebige, die andern als kürzerlebige Winterbienen.

Abb. 1 zeigt eine Beziehung zwischen der Sterberate und der Brutfläche im Volk (die Brut im Dezember, die gedeckelt wurde und auch schlüpfte, entspricht zwar nicht dem Normalfall, doch kann dieses Phänomen hie und da beobachtet werden): Im Herbst nahm die Zahl der Winterbienen mit der Abnahme der Brutfläche zu, und im Frühling

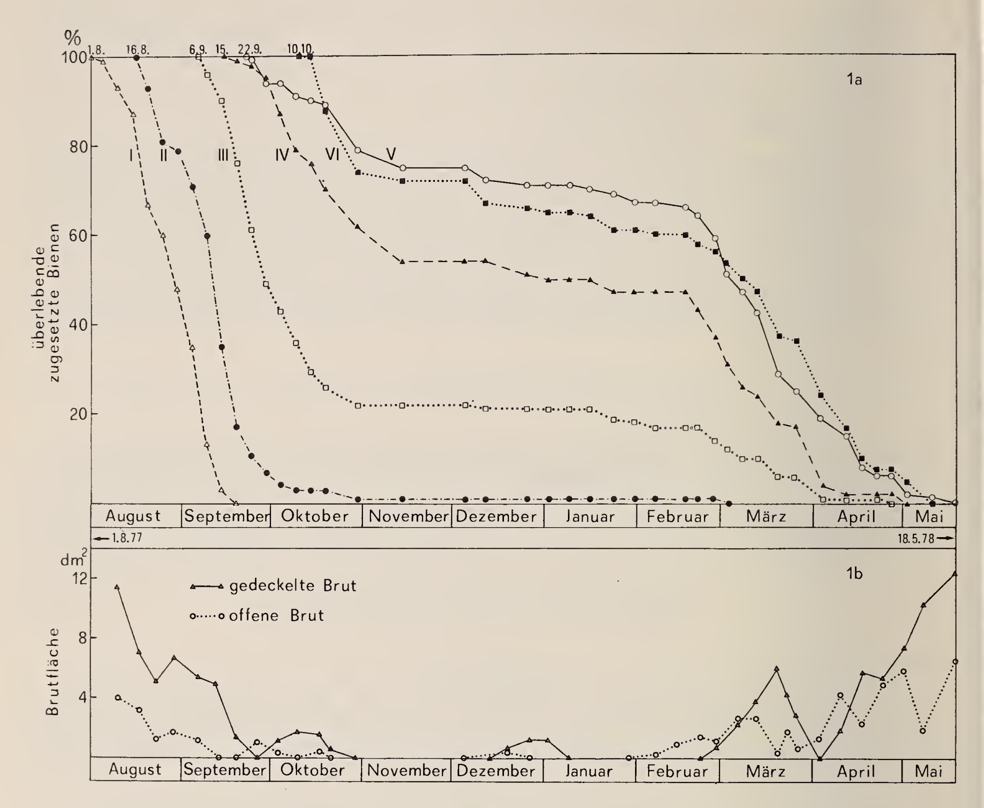


ABB. 1a.

Überlebensrate von 6 Gruppen frisch geschlüpfter Bienen, die dem Beobachtungsvolk zugesetzt wurden, vom Zusetzungsdatum an (oben) bis Mitte Mai. I—VI: Gruppen von je ca. 100 Bienen (abzüglich die Bienen für die morphologischen Untersuchungen).

ABB. 1b.

Brutfläche im Beobachtungsvolk nach wöchentlichen Schätzungen.

setzte das Sterben der Winterbienen mit dem Brutbeginn ein. Eine kausale Abhängigkeit der Lebensdauer von der Brutpflege, wie sie MAURIZIO (1954) postuliert hatte, lässt sich jedoch aus unseren Beobachtungen nicht ableiten.

Verhalten

Abb. 2 zeigt Verhaltensunterschiede gleichaltriger, sich bezüglich der Lebenserwartung unterscheidender Bienen:

— Zukünftige Winterbienen „standen" im Herbst häufiger, „liefen" weniger auf den Waben umher und „flogen" seltener aus als kurzlebige Herbstbienen der gleichen Altersstufe. Nicht gesichert sind die Unterschiede für „Laufen" bei der Gruppe V. Sonst ergibt sich aber ein recht einheitliches Bild. Es ist also möglich, im Herbst

	HERBST			WINTER		FRUEHLING	
Beob. intervall	16. - 27. Tag nach dem Schlüpfen			12.12.- 9.1. & 31.1.-24.2.		25.2.- 3.3. & 7.3.- 11.3.	
Gruppe (vgl. Abb. 1a)	III	IV	V	V	VI	V	VI
Anzahl Bienen	38 22	26 49	14 65	35 17	22 17	29 17	19 17

	Herbst: Stehen			Winter: Aufenthalt auf Brut		Fruehling: Stehen	
	p < 0.01	p < 0.01	p < 0.025	37% p < 0.01	40% p < 0.01	81% p < 0.01	61% p < 0.01

	Herbst: Laufen			Fruehling: Ammenbienen	
	p < 0.01	p < 0.01	nicht ges.	65% nicht ges.	49% nicht ges.

	Herbst: Ausflüge			Fruehling: Sammelbienen	
	p < 0.01	p < 0.01	p < 0.01	0% p < 0.01	17% nicht ges.

kurzlebige Herbstbienen (Tod bis 14. November)

Winterbienen (Tod nach 14. November)

kürzerlebige Winterbienen (Tod bis 3. April)

längerlebige Winterbienen (Tod nach 3. April)

Abb. 2.

Verhaltensunterschiede gleichaltriger, sich in bezug auf die Lebensdauer unterscheidender Bienen. Das Mass für eine Verhaltensform ist deren prozentuale Häufigkeit im betreffenden Beobachtungsintervall. Dargestellt ist das Verhältnis dieser Häufigkeit bei den zukünftigen Winterbienen gegenüber den kurzlebigen Herbstbienen (im Herbst), bzw. bei den längerlebigen gegenüber den kürzerlebigen Winterbienen (im Winter und Frühling).

Ammen- bzw. Sammelbienen sind charakterisiert durch Brutpflege bzw. Pollensammeln; dargestellt ist das Verhältnis der Prozentsätze Ammen- bzw. Sammelbienen der beiden Lebensdauerklassen (im Frühling).

die beiden Lebensdauerklassen aufgrund des Verhaltens auseinanderzuhalten (der Lebenstag, an dem zuerst Unterschiede auftreten, konnte aus methodischen Gründen nicht ermittelt werden).

— Verhaltensunterschiede innerhalb der kürzer- und längerlebigen Winterbienen konnten im Herbst keine festgestellt werden, wohl aber im Winter und im Frühling. Die Kürzerlebigen waren im Winter gehäuft auf der Brut anzutreffen. Von diesen fütterten im Frühling verhältnismässig weniger Bienen als von den Längerlebigen (der letztere Befund ist bei der Gruppe V nicht gesichert. Bei der Gruppe VI trat ein solcher Unterschied erst in einem späteren Beobachtungsintervall auf). Nach

der Überwinterung trugen mehr kürzerlebige Bienen Pollen ein als längerlebige (für die Gruppe VI liegt zuwenig Zahlenmaterial vor für eine statistische Sicherung); dafür „standen" die Längerlebigen häufiger als die Kürzerlebigen.

Der Wechsel von Ammen- zu Sammelbienen bei den längerlebigen Winterbienen während des Frühlings ist in Abb. 3 dargestellt. Der Übergang von Stock- zu Flugbienen verlief in diesem Jahr nicht kontinuierlich: infolge der Schlechtwetterperiode zwischen dem 13. und 26. 3. war der Flug während dieser Zeit eingestellt und die Bruttätigkeit ging stark zurück (Abb. 1*b*).

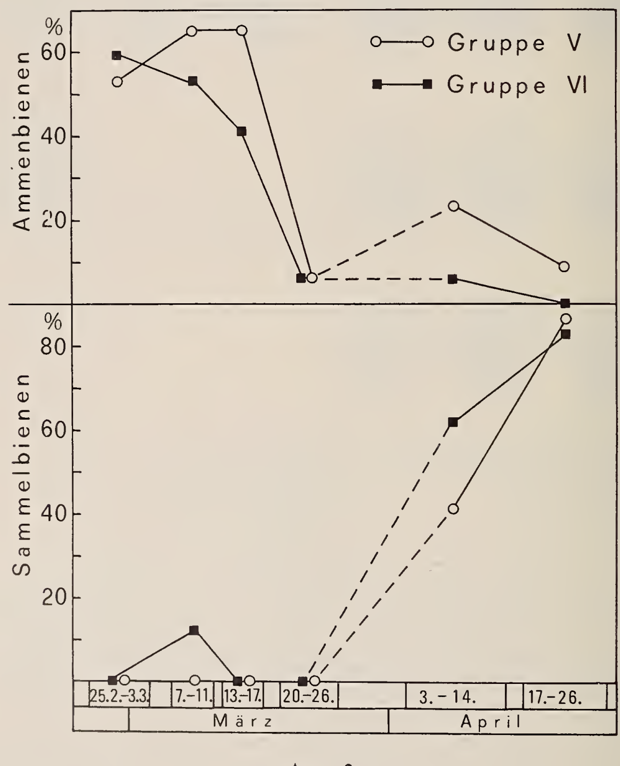


ABB. 3.

Anteile an Ammen- und Sammelbienen (siehe Abb. 2) im Laufe des Frühlings bei den längerlebigen Winterbienen der Gruppen V und VI (siehe Abb. 1a). Grösse der Gruppen: vom 25.2 bis 14.4. je 17 Bienen, vom 17.4. bis 26.4. noch 7 bzw. 6 Bienen.

Diese Ergebnisse (Abb. 2 und 3) bestätigen die Annahme von RÖSCH (1930), dass die Reihenfolge der verschiedenen Tätigkeiten nach der Winterruhe normal eingehalten wird: Die kürzerlebigen Winterbienen haben im Winter schon eine Art „Ammendienst" (gemeint ist der Aufenthalt auf der Brut) ausgeführt und setzen im Frühling vermehrt mit Pollensammeln ein. Die längerlebigen Winterbienen betätigen sich im Frühling vorerst als Ammen- und dann als Sammelbienen.

Futtersaftdrüsen, Corpora allata, Blutbild

In Abb. 4 sind die Ergebnisse aus den morphologischen Untersuchungen dargestellt. Verglichen werden gleichaltrige Tiere, die sich im Herbst unterschiedlich verhalten haben.

Bienen, die meist „standen", sich also wie Winterbienen verhielten, hatten gesichert grössere Futtersaftdrüsen als Bienen mit erhöhter Aktivität (Verhalten wie kurzlebige Herbstbienen, vgl. Abb. 2). Das Alter der im Herbst sezierten Bienen betrug 16, 17 und 29 Tage. Sommerbienen zeichnen sich in diesem Alter allgemein durch eine Degeneration der Futtersaftdrüsen aus; Winterbienen haben entwickelte Drüsen (Maurizio 1954). Die Grösse der Futtersaftdrüsen scheint also im Herbst ein brauchbarer Indikator zu sein, um 16-tägige und ältere Bienen der richtigen Lebensdauerklasse zuzuordnen.

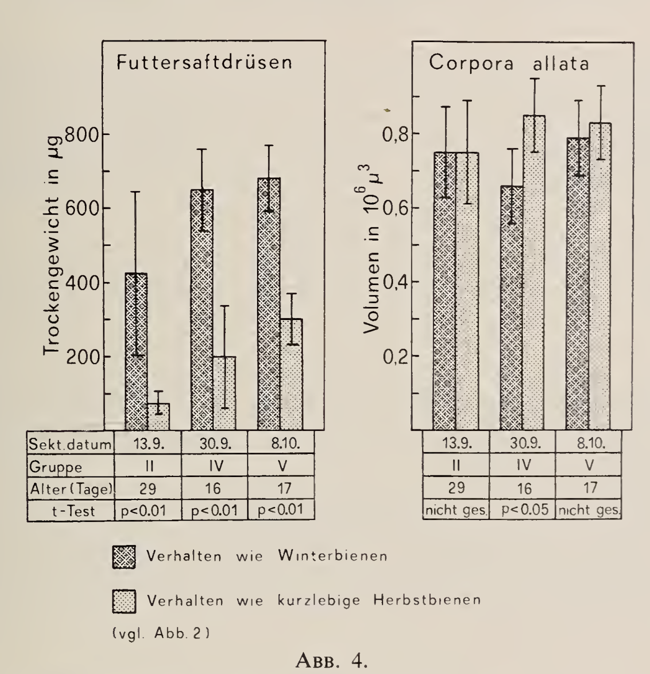


Abb. 4.

Trockengewichte der Futtersaftdrüsen und Volumina der Corpora allata.
n = 5 Tiere (10 Drüsen) pro Säule.

Für die Corpora allata sind die Unterschiede nicht oder nur schwach gesichert. Die Grösse der Corpora allata stimmte im Herbst weder mit den Messungen im Sommer von Gast (1967) noch mit eigenen Messungen im Winter überein. Da es fraglich ist, ob im Herbst die Aktivität der Drüsen mit deren Grösse zusammenhängt, verzichten wir beim jetzigen Stand der Kenntnisse auf eine Diskussion.

Bei Winterbienen wäre ein hoher Anteil an Leukozyten mit dichter Membran (dmL) zu erwarten (Fluri *et al.* 1977). Dies war aber bei der einen Gruppe nicht häufiger der Fall als bei der andern. Es ist denkbar, dass sich das Blutbild im Laufe des Herbstes bei einer Biene stark ändern kann und nicht mit der Determination zu kurzlebigen Herbst- bzw. zu Winterbienen zusammenhängt.

Zusammenfassung

Im Herbst, Winter und Frühling konnten zuverlässige Verhaltensunterschiede zwischen lang- und kurzlebigen Bienen aufgezeigt werden. Nach diesen Kriterien ausgewählte Tiere unterschieden sich im Herbst in der Ausbildung der Futtersaftdrüsen, nicht aber der Corpora allata. Winterbienen durchliefen im Frühling die Phasen der Arbeitsteilung in der gleichen Reihenfolge wie Sommerbienen, jedoch nicht synchron.

Summary

The behaviour of worker honeybees was investigated during the transitional period in autumn when the colony population changes from short-lived autumn bees into overwintering bees. Newly emerged workers were individually marked during this period and added to a colony in an observation hive. They were regularly checked for characteristic elements of behaviour and their lifespan was individually determined.

The later in the year the bees emerged the higher was the rate of overwintering individuals and the longer they lived in spring.

In autumn the short-lived and the prospective overwintering bees, hatched from the same batch, differed significantly in behaviour: prospective overwintering bees mostly stayed on the combs whereas short-lived autumn bees moved and flew more frequently.

Prospective overwintering bees as judged from their behaviour revealed, when dissected, larger pharyngeal glands as compared to those identified as short-lived autumn bees. The two groups, however, did not significantly differ in corpora allata size and haemocyte composition.

Overwintering bees were classified into two groups according to their lifespan in spring. Shorter-lived overwintering bees took care of the brood already in winter and became field bees at the beginning of spring, while the longer-lived ones nursed the brood early in spring and then became field bees. These results indicate that the sequence of different activities as known in summerbees is also valid in overwintering bees.

LITERATURVERZEICHNIS

Fluri, P., H. Wille, L. Gerig and M. Lüscher. 1977. Juvenile hormone, vitellogenin and haemomcyte composition in winter worker honeybees *(Apis mellifera)*. *Experientia* 33: 1240-1241.

Frisch, K. v. 1923. Über die Sprache der Bienen. *Zool. Jb. Zool. Phys.* 40: 1-186.

Gast, R. 1967. Untersuchungen über den Einfluss der Königin und der Königinnensubstanz auf die Entwicklung der endokrinen Drüsen bei der Arbeiterin der Honigbiene *(Apis mellifica)*. *Insectes soc.* 14: 1-12.

Lindauer, M. 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 34: 299-345.

Lüscher, M. und J. Walker. 1963. Zur Frage der Wirkungsweise der Königinnenpheromone bei der Honigbiene. *Revue suisse Zool.* 70: 304-311.

Maurizio, A. 1954. Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene. *Landw. Jb. Schweiz* 68: 115-182.

Nickel, K. und L. Armbruster. 1937. Vom Lebenslauf der Arbeitsbienen *Arch. Bienenk.* 18: 257-311.

RÖSCH, G. A. 1925. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Teil. *Z. vergl. Physiol.* 2/6: 571-631.

— 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 2. Teil. *Z. vergl. Physiol.* 12/1: 1-71.

RUTZ, W., L. GERIG, H. WILLE and M. LÜSCHER. 1976. The function of juvenile hormone in adult worker honeybees, *Apis mellifera. J. Insect Physiol.* 22: 1485-1491.

VOLLBEHR, J. 1975. Zur Orientierung junger Honigbienen bei ihrem ersten Orientierungsflug. *Zool. Jb. Zool. Physiol.* 79: 33-69.

WILLE, H. und M. A. VECCHI. 1974. Untersuchungen über die Hämolymphe der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) 5. Teil. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 47: 133-149.

Anschrift der Verfasser :

Zoologisches Institut der Universität
Abteilung f. Zoophysiologie
Engehaldenstrasse 6
CH-3012 Bern
Schweiz

Eidgen. Forschungsanstalt
Bienenabteilung
CH-3097 Liebefeld-Bern
Schweiz